

Mitt. Bot. München 11	p. 489-522	1. 12. 1974	ISSN 0006 - 8179
-----------------------	------------	-------------	------------------

BEITRÄGE ZUR GLIEDERUNG DER GATTUNG ASTRAGALUS L. I.

ZUR WERTIGKEIT DER UNTERGATTUNGEN

PHACA BGE. UND CAPRINUS BGE.

von

D. PODLECH UND F. FELUX

I. Einleitung und Fragestellung

Die Gattung *Astragalus* L. ist eine der größten Gattungen des Pflanzenreiches. Während BARNEBY (1964) in seiner Revision der nordamerikanischen *Astragali* 368 Arten behandelt und die Artenzahl für Südamerika auf etwa 100 geschätzt wird, führt BUNGE (1868/69) in der letzten Gesamtbearbeitung der altweltlichen *Astragali* 964 Arten auf. Aber allein die in den letzten Jahren erschienenen Florenwerke und regionalen Teilbearbeitungen der Gattung lassen erkennen, daß die Artenzahl weit höher liegt. So werden in der Flora URSS Bd. XII (1946) 849 Arten behandelt, in der Flora of Turkey Bd. III (1970) 372 Arten; ALI (1961) nennt für Westpakistan 106 Arten und für Afghanistan sind beispielsweise ca. 260 Arten nachgewiesen. Dazu werden immer noch aus dem Gesamtareal der Gattung ständig neue Arten beschrieben. Es muß jedoch betont werden, daß sehr viele Arten bisher nur von einer oder wenigen Aufsammlungen bekannt sind und daß bei Revisionen einzelner Gruppen nicht nur neue Arten unterschieden werden können, sondern auch zahlreiche Arten in die Synonymie verwiesen werden müssen (siehe z. B. DEMML, 1972). Es ist daher nahezu unmöglich, eine genaue Artenzahl für die Gattung anzugeben, doch scheint es ziemlich sicher, daß sie allein für die "Alte Welt" bei über 1500 liegen wird.

So ist es nicht verwunderlich, daß unsere Kenntnisse über Entstehung, Differenzierung, Wanderungsgeschichte und natürliche Gliederung der Gattung *Astragalus* nur äußerst dürftig und lückenhaft sind.

Es entsprach schon bald einem praktischen Bedürfnis, die riesige Artenfülle in Sektionen und Untergattungen zusammenzufassen. Dies wurde zum erstenmal konsequent von BUNGE (1868/69) durchgeführt, der seine 105 Sektionen auf 8 Untergattungen verteilte, nämlich *Pogonophaea*, *Trimeniaeus*, *Phaca*, *Hypoglottis*, *Calycophyssa*, *Tragacantha*, *Cercidothrix* und *Calycocystis*. Diesen fügten BOISSIER (1872) die Untergattung *Epiglottis* (als subseries) und BUNGE (1880) *Caprinus* hinzu. BAKER (1876) beschrieb darüberhinaus noch *Trichostylis* und *Podolotus*, wobei erstere von allen späteren Autoren bei *Pogonophaea* untergebracht wurde und die Zugehörigkeit von *Podolotus* zur Gattung *Astragalus* nicht gesichert erscheint; außerdem erhob er die von BUNGE bei der Untergattung *Phaca* eingereihten Sektionen *Myobroma* und *Aegacantha* in den Rang von Untergattungen, ein Vorgehen, dem keiner der späteren Autoren folgte. Schließlich stellte BORISSOVA (1961) noch die Untergattung *Carpophyson* auf mit der einzigen monotypischen Sektion *Leptophyssa*.

Von diesen zahlreichen Untergattungen wurden in der Folgezeit im wesentlichen nur die von BUNGE aufgestellten sowie *Epiglottis* anerkannt. Doch an keiner Stelle seiner zahlreichen Arbeiten über *Astragalus* gibt BUNGE zu erkennen, ob er seine Untergattungen als natürliche, das heißt phylogenetische Einheiten betrachtet, in denen nur verwandte Sektionen untergebracht sind, oder ob sie nur aus einem praktischen Gliederungsbedürfnis heraus entstanden sind, als eine Art von Schublade, in die man bestimmte Sektionen mühelos einordnen kann.

Wie der folgende Bestimmungsschlüssel bei BUNGE (1868) zeigt, werden zur Charakterisierung im wesentlichen nur wenige Merkmale verwendet, nämlich Lebensdauer, Art der Behaarung, Form der Infloreszenz und die Form des Fruchtkelches.

Subgenerum conspectus (BUNGE 1868)

1. *Stigma barbatum* Subgenus: *Pogonophaea*
- " nudum. 2.
2. *Herbae annuae, vel rarius biennes, monocarpicae*
..... *Trimeniaeus*
- " perennes, suffruticosae vel fruticosae. 3.

3. Pube simplici basi fixa vestiti. 4.
- " bicuspidata medio fixa vestiti. 7.
4. Calyx campanulatus tubulosus vel inflatus basi gibbus vel obtusus. 5.
- " turbinatus, basi mucronata exacte sessilis (folia paripinnata ~~petioli~~ spinosi) *T r a g a c a n t h a*
5. Corolla decidua, petala a staminum vagina libera, calyx perfecta anthesi immutatus. 6.
- " persistens, petala interiora unguibus filamentorum vaginae plus minus alte adhaerentia, calyx plerumque deinde auctus vesicarius *C a l y c o p h y s a*
6. Flores distincte pedicellati laxo racemosi, vel axillares subsolitarii, vel subradicales *P h a c a*
- " subsessiles dense capitati *H y p o g l o t t i s*
7. Calyx campanulatus vel tubulosus perfecta anthesi immutatus *C e r c i d o t h r i x*
- " vel jam sub anthesi vel tunc demum turgidus vel vesicarius *C a l y c o c y s t i s*

Wir wissen heute mit Bestimmtheit, daß wenigstens einige dieser Untergattungen künstlich sind, ja infolge der stark gestiegenen Artenzahl sogar ihren Schubladencharakter verloren haben, da inzwischen die Grenzen völlig verwischt sind. Dies gilt z.B. für die Untergattung *H y p o g l o t t i s*, die durch zahlreiche Zwischenformen mit *P h a c a* verbunden ist. Dies gilt auch für *T r i m e n i a e u s*, die bei BUNGE alle einjährigen Arten mit Ausnahme der Sect. *F a l c i n e l l u s* (mit gebärtetem Griffel) umfaßt. BOISSIER (1872) hat konsequenterweise die einjährigen Arten mit medifixer Behaarung als *E p i g l o t t i s* abgetrennt. Jedoch sind die zahlreichen Sektionen einjähriger Arten wohl sämtlich Ableitungen von perennen Gruppen, zumal in einigen dieser Sektionen auch bienne und perennierende Arten vorkommen (z.B. *F a l c i n e l l u s*, *P l a t y g l o t t i s*). Zur Zeit laufende Untersuchungen sollen klären, von welchen perennen Gruppen der Gattung Ableitungen zu einjährigen Arten erfolgen. ALI (1958, 1961) hat bereits die Konsequenz aus dem obengesagten gezogen und *P h a c a*, *H y p o g l o t t i s* und *T r i m e n i a e u s* in einer einzigen Untergattung vereinigt, die er Untergattung *A s t r a g a l u s* nennt.

Ähnliches gilt auch für die Untergattung *Pogonophaea*, in der BUNGE alle Arten mit gebärteter Narbe zusammenfasste. Die von ihm hierhergestellte annuelle Sect. *Falcinellus* weist so enge Beziehungen zu der perennen Sect. *Komaroviella* (Untergattung *Phacca*) auf, daß eine Vereinigung beider Sektionen erwogen werden muß. In der Sect. *Myobroma* (Untergattung *Caprinus*) besitzen von den ca. 200 Arten etwa 20 eine gebärtete Narbe (siehe RECHINGER, DULFER & PATZAK, 1959), eine Tatsache, die BUNGE bereits bekannt war. Die Sect. *Aegacantha* (*Caprinus*) besitzt 2 Arten mit auf dem Rücken unter der Narbe behaartem Griffel (DEML, 1972), die Sect. *Christiana* bisher zumindest 2 Arten mit bärtiger Narbe.

Auch *Astragalus coluteocarpus* Boiss., der von BUNGE und BOISSIER mit Recht zu *Phacca* in die Nähe der Sect. *Diplothea* gestellt wird, besitzt eine gebärtete Narbe. Es ist interessant, daß BUNGE (1880) die Untergattung *Pogonophaea* nicht mehr aufführt, vielmehr *Astragalus bakaliensis* Bge., der in seiner Revision (1868/69) noch hier erscheint, nunmehr zu *Trimeniaeus* stellt, ein Vorgehen, dem GONTSCCHAROV in Flora URSS Bd. XII (1946) folgt. Dagegen wird *Pogonophaea* von ALI (1961) noch aufrechterhalten. In Konsequenz auf den Wirrwarr der Meinungen bezüglich der Untergattungen verzichten CHAMBERLAIN & MATTHEWS in Flora of Turkey Bd. III (1970) vollständig auf eine subgenerische Gliederung der Gattung, während GONTSCCHAROV (1946) in der wohl umfassendsten Bearbeitung der Gattung seit BUNGE und BOISSIER, in der auch zahlreiche neue Sektionen beschrieben sind, mit Ausnahme von *Pogonophaea* alle BUNGEschen Untergattungen beibehält einschließlich der erst 1880 von *Phacca* abgetrennten Untergattung *Caprinus*.

BUNGE (1880) definiert die beiden zuletzt genannten Untergattungen folgendermaßen:

Phacca: Plantae perennes, caulescentes, pube basi fixa vestitae vel glabrae. Stipulae caulinares. Flores laxae racemosae. Calyx campanulatus basi gibbus. Petala decidua. Legumen 1-, semibi- vel biloculare.

Caprinus: Herbae perennes acaules vel caulescentes, rarius fruticuli tunc saepe spinosi pube basi fixa vestiti. Stipulae petiolares vel saltem basi petioli adhaerentes. Calyx tubulosus. Petala decidua, saepissime flava, majuscula. Legumen breve 1-, semibi- vel

biloculare. A Phacis praesertim stipulis & calycis tubo elongato distincti, in australioribus degunt, borealia fugiunt.

GONTSCHAROV in Flora URSS Bd. XII erweitert die Beschreibungen von *Phacca* und *Caprinus* noch durch Merkmale der Frucht, so daß sie in der englischen Edition (1965) folgendermaßen charakterisiert sind:

Subgenus I. *Phacca* (L.) Bge. - Perennials vested with simple basifix hairs; calyx campanulate or short-cylindric; pods membranous; stipules commonly not adnate to petiole; mostly mesophytes with well-developed stems.

Subgenus II. *Caprinus* Bge. - Perenniales vested with simple basifix hairs; calyx cylindric, rarely campanulate; pods coriaceous; stipules more or less united with petiole, sometimes only at base; plants with developed stems or sometimes subcaulescent. Xerophilized mesophytes and ephemeroids.

Während für die von BUNGE zur Unterscheidung herangezogenen Merkmale der Nebenblätter und des Kelches bei GONTSCHAROV Ausnahmen zugelassen werden, ist dies bei dem Merkmal der Fruchtbeschaffenheit nicht der Fall.

Aufgabe der vorliegenden Untersuchung sollte es sein festzustellen, ob das zur Trennung beider Untergattungen verwendete Fruchtmerkmal eine anatomische Grundlage besitzt und ob ihm eine übergeordnete taxonomische Bedeutung zukommt.

II. Material und Methode

Zur Untersuchung wurden möglichst aufgereifte Früchte verwendet, die zum größten Teil aus dem Herbarium D. PODLECH, zum kleineren Teil aus dem Herbarium der Botanischen Staatssammlung München stammen. Dem Direktor der Botanischen Staatssammlung, Herrn Prof. MERXMÜLLER haben wir für die Erlaubnis, Früchte zu entnehmen, sehr zu danken.

Die harten und trockenen Früchte wurden zunächst kurz in Wasser aufgekocht oder in einigen Fällen mehrere Tage in Glycerin eingeweicht. Danach wurden aus dem mittleren Fruchtbereich Mikrotomschnitte angefertigt, die in Glycerin-gelatine eingebettet wurden. Alle Zeichnungen wurden im gleichen Maßstab angefertigt.

III. Übersicht der untersuchten Arten

Es wurden die Früchte folgender Arten anatomisch untersucht:

Untergattung Phaca

Sect. *Cenantrum*

A. tecti-mundi Freyn (Podlech 12 409)

Sect. *Coluteocarpus*

A. coluteocarpus Boiss. (Podlech 12 493)

Sect. *Diplothea*

A. graveolens Buch. -Ham. (Breckle 2 934)

A. gymnopus Boiss. (Podlech 12 129)

A. vicia Sirj. & Rech. f. (Neubauer 4 507)

Sect. *Pelta*

A. minutifoliolatus Wendelbo (Podlech 16 494)

Sect. *Sesbanella*

A. paktiensis Podlech (Volk 71/363)

Untergattung Caprinus

Sect. *Aegacantha*

A. baghlanensis Deml (Podlech 10 986)

A. brecklei Deml (Podlech 16 387)

A. grahamianus Royle ex Benth. (Lobbichler 536)

A. lasiosemius Boiss. (Podlech 18 195)

A. leptus Boiss. ssp. *leptus* (Podlech 21 818)

A. psilacanthus Boiss. (Breckle 2 282)

A. raphiodontus Boiss. (Podlech 18 727)

Sect. *Christiana*

A. sieversianus Pallas (Freitag 6 523)

A. tephrosioides Boiss. (Podlech 16 050)

Sect. *Chronopus*

A. dactylocarpus Boiss. (Polunin et al. 62)

A. spinescens Bge. (Breckle 4 355)

Sect. *Erionotus*

A. andarabicus Podlech (Podlech 11 068)

A. babatagii Gontsch. (Podlech 21 385)

A. korovinii Barneby (Podlech 11 393)

A. orbiculatus Ledeb. (Schrenk s. n.)

Sect. *E r i o n o t u s*

- | | |
|-----------------------------|-----------------------|
| <i>A. pellitus</i> Bge. | (Rechinger 4 325) |
| <i>A. pubiflorus</i> DC. | (Pavlov) |
| <i>A. rubtzovii</i> Boriss. | (Arystangaliev 4 820) |

Sect. *H o l o l e i o s*

- | | |
|----------------------------|------------------|
| <i>A. hololeios</i> Bornm. | (Podlech 10 851) |
|----------------------------|------------------|

Sect. *M e s o c a r p o n*

- | | |
|-------------------------------------|--------------|
| <i>A. nigritus</i> Sirj. & Rech. f. | (Volk 2 119) |
|-------------------------------------|--------------|

Sect. *M y o b r o m a*

- | | |
|---|------------------------------|
| <i>A. abbreviatus</i> Kar. & Kir. | (Karelin & Kirilov
1 394) |
| <i>A. aktauensis</i> Gontsch. | (Podlech 22 031) |
| <i>A. alexandrinus</i> Boiss. | (D' Angelis &
Amdursky) |
| <i>A. andersianus</i> Podlech | (Podlech 21 556) |
| <i>A. aqrabatensis</i> Podlech | (Dieterle 435) |
| <i>A. candolleanus</i> Royle ex Benth. | (Lobbichler 285) |
| <i>A. connectens</i> Podlech | (Podlech 21 182) |
| <i>A. dieterlei</i> Podlech | (Dieterle 408) |
| <i>A. dscheratuensis</i> Sirj. & Rech. f. | (Breckle 2 520) |
| <i>A. edelbergianus</i> Sirj. & Rech. f. | (Podlech 21 968) |
| <i>A. erythrosemius</i> Boiss. | (Volk 71/38) |
| <i>A. exscapus</i> L. | (Matthies s. n.) |
| <i>A. farkharensis</i> Podlech | (Podlech 21 561) |
| <i>A. hellenicus</i> Boiss. | (Phitos 4 364) |
| <i>A. johannis</i> Boiss. | (Hausknecht) |
| <i>A. lanceolatus</i> Bge. | (Podlech 22 034) |
| <i>A. lanigerus</i> Desf. | (Faure) |
| <i>A. macronyx</i> Bge. | (Podlech 21 431) |
| <i>A. maymanensis</i> Podlech | (Podlech 20 788) |
| <i>A. merxmuelleri</i> Podlech | (Podlech 10 900) |
| <i>A. neoverticillatus</i> Kitamura | (Breckle 2 044) |
| <i>A. penicillatus</i> Podlech | (Podlech 12606a) |
| <i>A. platyraphis</i> Fischer | (Rechinger 9196) |
| <i>A. pyrrhotrichus</i> Boiss. | (Nasir) |
| <i>A. reboudianus</i> Coss. ex Bge. | (Faure) |
| <i>A. salangensis</i> Podlech | (Podlech 21 321) |
| <i>A. schanginianus</i> Pallas | (Goloskokov) |
| <i>A. takharensis</i> Podlech | (Podlech 21 564) |

Sect. *Myobroma*

A. terekliensis Gontsch

(Podlech 21 232)

A. utriger Pallas

(Brunner)

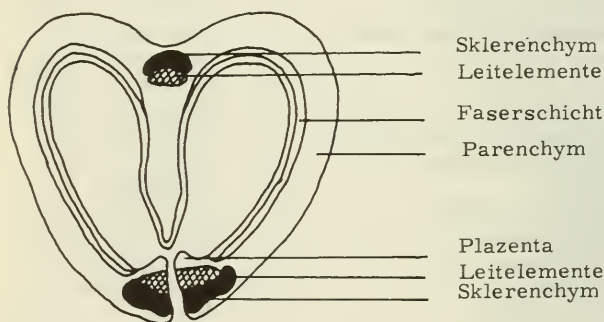
Sect. *Rhodopaca*

A. laetus Bge.

(Dieterle 514)

IV. Allgemeine Fruchtanatomie

Die ontogenetische Entwicklung der *Astragalus* - Früchte ist ausführlich von H. BAUM untersucht worden (Dissertation Wien). Die veröffentlichte Kurzfassung ihrer Arbeit (1948) läßt kaum eine Interpretation im Hinblick auf eine taxonomische Gliederung der Gattung zu. Die Früchte besitzen folgenden allgemeinen Grundbauplan:



Die Frucht wird von einem Karpell gebildet, dessen Blattränder postgenital verwachsen sind. Der Hohlraum kann durch ein Septum (sekundäre Scheidewand), das von der Dorsalwand ausgeht, geteilt werden. Dieses Septum, das in Form und Ausbildung recht vielgestaltig ist, kann den ganzen Hohlraum durchmessen und in die Plazenta hineinragen (bilokuläre Früchte) oder wenig bis stark verkürzt sein (semibilokuläre Früchte) oder mehr oder weniger ganz fehlen (unilokuläre Früchte). Die Länge des Septums kann zwar in der Regel nicht zur Einteilung in größere Gruppen herangezogen werden, sie ist aber ein konstantes Artmerkmal. Die Innenseite

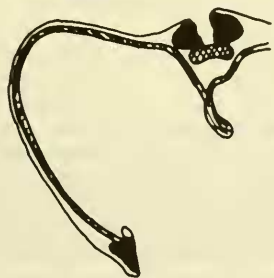
der Fruchtwand ist als Faserschicht ausgebildet. Diese Schicht besteht aus zwei Lagen von Fasern, die in der Regel annähernd senkrecht zueinander verlaufen. Gegen die Mittelrippe hin geht die Faserschicht in das Septum über. Die Dicke der Faserschicht ist sehr unterschiedlich; sie kann einen Bruchteil (z. B. bei *A. platyraphis*) oder bis zu $\frac{3}{4}$ (bei *A. raphiodontus*) der Fruchtwanddicke betragen. Parallel zur Längsachse verlaufen in den Karpellrändern und in der Mittelrippe ein meist gut ausgebildetes Sklerenchym und die Leitelemente. Das Parenchym des Septums ist bei manchen Arten voll erhalten, bei anderen dagegen fast vollständig zerrissen, so daß es teilweise nur mehr als dünner Belag der Faserschicht aufliegt. Bei einigen Arten ist die Schneide des Septums offen, bei den meisten jedoch geschlossen. Bei denjenigen Früchten, deren Septum an der Schneide geschlossen ist, verlaufen die Fasern in ihrem Bereich meist in Richtung der Längsachse.

V. Spezielle Fruchtanatomie

Untergattung *Phaca*

Sect. *Cenantrum*

Aus dieser Sektion wurden nur die Früchte von *A. tectimundi* Freyn untersucht. Ihre Wand ist äußerst dünn und häutig, da sie einerseits kaum Parenchym besitzt, das zudem noch leicht zerreißt und andererseits die Faserschicht nur wenige Zelllagen dick ist. Dagegen ist das Sklerenchym, vor allem der Mittelrippe, sehr gut ausgebildet. Die Früchte sind semibilokulär.



A. tectimundi

Sect. *Coluteocarpus*

Aus der Sect. *Coluteocarpus*, die nur zwei Arten umfaßt, wurden die Früchte von *A. coluteocarpus* Boiss. untersucht. Sie sind ebenfalls relativ dünnwandig, aber doch deutlich derber als bei *A. tecti-mundi* Freyn und zwar auf Grund der etwas dickeren Faserschicht und des festeren Parenchyms. Der Außenwand der Epidermis ist eine dünne Kutikula aufgelagert. Die Früchte sind bilokulär.

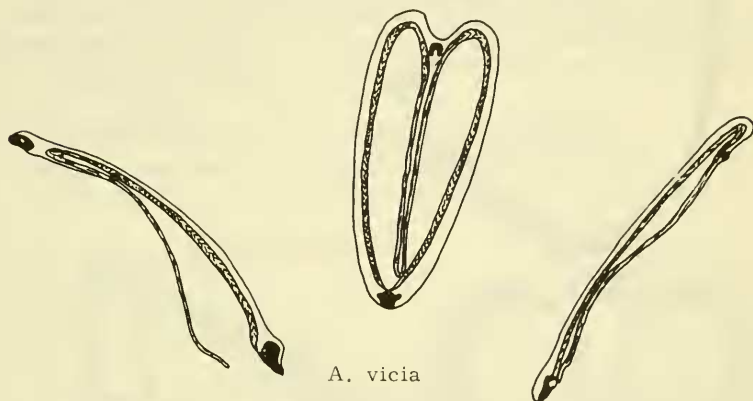


A. coluteocarpus

Sect. *Diplothea*

Die Früchte der beiden untersuchten Arten *A. graveolens* Buch.-Ham. und *A. gymnopodus* Boiss. sind sowohl morphologisch als auch anatomisch sehr ähnlich gebaut. Sie sind seitlich zusammengedrückt und ihre Scheidewand liegt der Innenseite der Fruchtwand eng an. Bei der Reife öffnen sie sich sehr leicht an der Bauchnaht und am Rücken. Da das Septum an der Schneide offen ist, besitzt jede Fruchthälfte auch eine Septums-Hälfte. Die Frucht-

wand ist sehr dünn, da sowohl die Faserschicht wie auch das Parenchym nur wenige Zelllagen dick sind. Dafür ist vor allem bei *A. gymnopodus* das Sklerenchym der Mittelrippe und der Karpellränder sehr stark ausgebildet. Der Epidermis ist bei beiden Arten eine Kutikula aufgelagert. Bei der ähnlich gebauten Frucht des *A. vicia* Sirj. & Rech. f. ist das von Parenchym erfüllte Septum an der Schneide geschlossen. Die Früchte aller drei Arten sind bilokulär.



A. gymnopodus

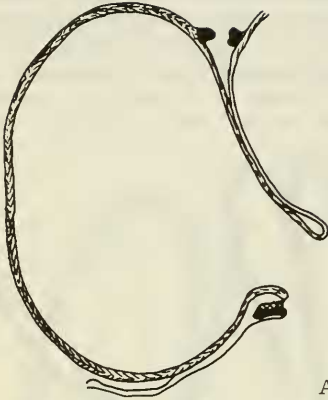
A. graveolens

Sect. *Pelta*

Diese Sektion wurde von den Autoren PODLECH & DEML (1967) mit Vorbehalt zur Untergattung *Phaca* gestellt. Die einzige untersuchte Art *A. minutifoliolatus* Wendelbo ist nahe mit der Typusart der Sektion, mit *A. peltatus* Podlech & Deml verwandt.

Die Fruchtwand ist sehr dünn und besitzt nur wenig Parenchym, das außerdem sehr leicht zerreißt. Die Faserschicht ist nur wenige Zelllagen dick und das Sklerenchym nur schwach

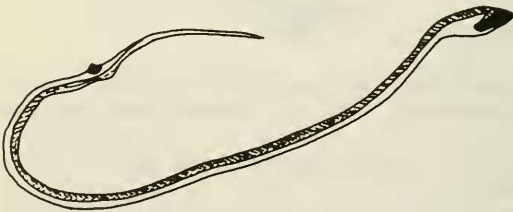
ausgebildet.



A. minutifoliolatus

Sect. *Sesbanella*

Untersucht wurden die Früchte von *A. paktiensis* Podlech, einer erst kürzlich in Ostafghanistan entdeckten Art. Die Anatomie der dünnen Fruchtwand zeigt große Übereinstimmung



A. paktiensis

mit den Früchten der Sect. *Diplothea*. Das Sklerenchym der Mittelrippe ist im Gegensatz zu dem der Karpellränder sehr schwach ausgebildet. Die Frücht sind semibilokulär.

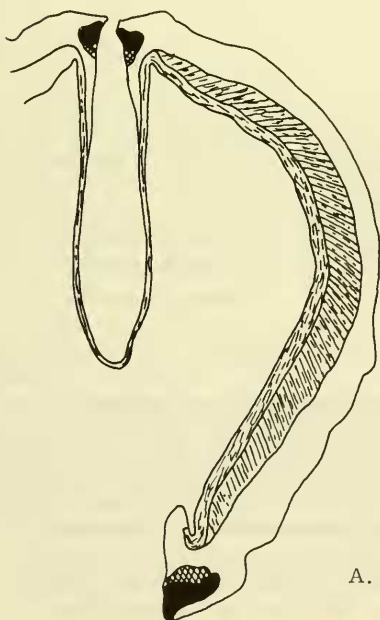
Untergattung *Caprinus*

Sect. *Aegacantha*

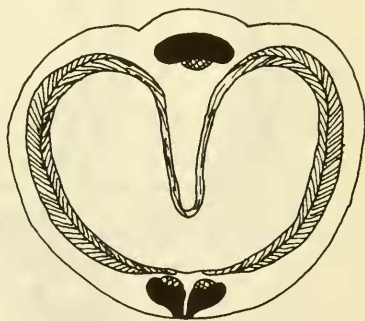
Diese recht einheitliche Sektion dornpolsterbildender Arten wurde erst kürzlich von I. DEML (1972) einer kritischen Revision unterzogen. Die Fruchtwand aller Arten ist derb und relativ dick. Die 7 untersuchten Arten kann man entsprechend ihrer Fruchtwand-anatomie formal in 2 Gruppen einteilen:

1. Fruchtwand sehr derb, mit mächtiger Faserschicht

Hierher gehören *A. baghlanensis* Deml, *A. psilacanthus* Boiss. und *A. raphiodontus* Boiss.

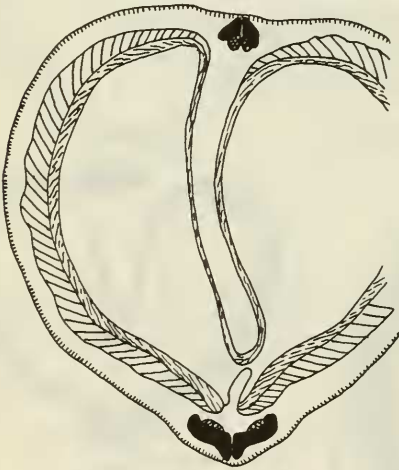


A. baghlanensis



A. psilacanthus

Die Faserschicht nimmt bei *A. baghlanensis* und *A. raphidontus* etwa $\frac{2}{3}$ der Fruchtwanddicke ein, daß Parenchym ist dementsprechend relativ schwach entwickelt. Bei *A. baghlanensis* finden wir eine dicke der Fruchtwandepidermis aufgelagerte Kutikula. Die Fruchtwand von *A. baghlanensis* und *A. raphidontus* ist durch eine subepidermale kollenchymatische Zellschicht ausgezeichnet. Das Septum der Früchte von *A. psilacanthus* ist von Parenchym erfüllt, während das Parenchym der sich an Bauchnaht und Rücken leicht öffnenden Früchte von *A. baghlanensis* nahezu vollständig zerrissen ist.



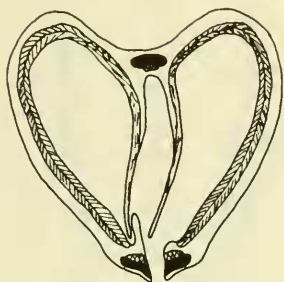
A. raphidontus

2. Dünnere Fruchtwand mit weniger starker Faserschicht

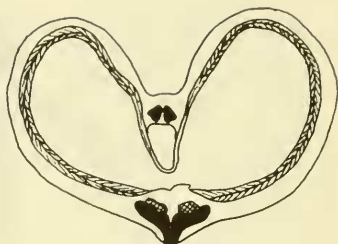
Hierher gehören von den untersuchten Arten: *A. brecklei* Deml, *A. grahamianus* Royle ex Benth., *A. lasiosemius* Boiss. und *A. leptus* Boiss. ssp. *leptus*.

Innerhalb dieser Gruppe nimmt nur noch bei *A. lasiosemius* die Faserschicht mehr als die Hälfte der Fruchtwanddicke ein, während bei allen anderen Arten das Parenchym schon wesentlich stärker entwickelt ist. Bei allen vier Arten ist das

Parenchym des Septums zerrissen.



A. grahamianus

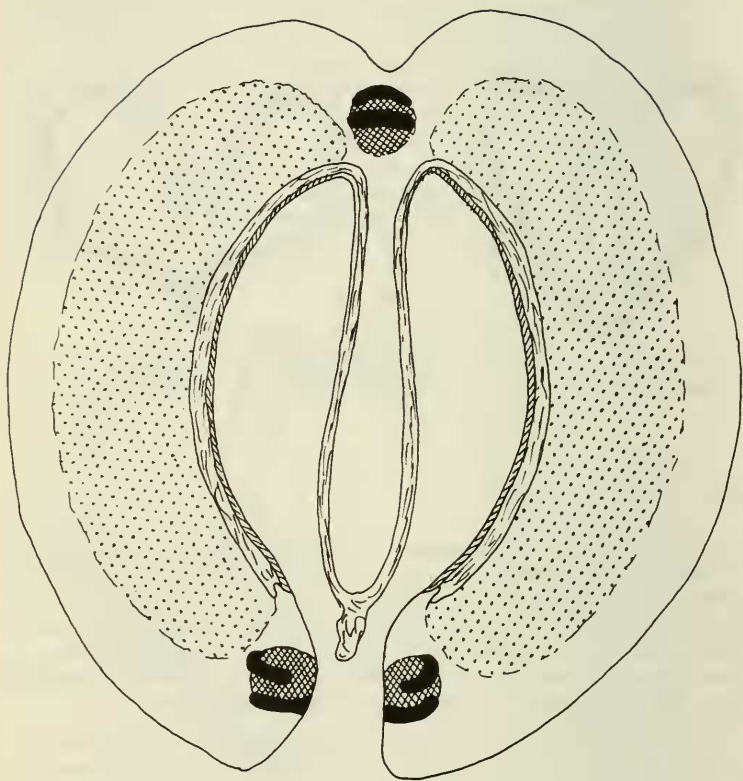


A. leptus ssp. *leptus*

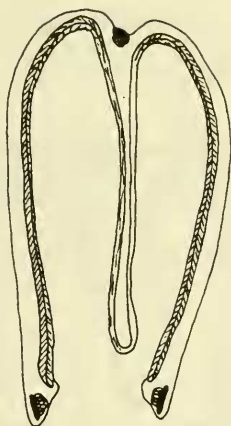
Sect. *Christiana*

Diese Sektion ist im Habitus, im Infloreszenzbau, in der Form der Blätter und Nebenblätter sowie im Blütenbau sehr einheitlich, während die Früchte ungemein variabel sind. Dies hat GONT-SCHAROV in Fl. URSS Vol. XII (1946) dazu veranlaßt, die russischen Arten auf 5 verschiedene, zum Teil neue Sektionen zu verteilen. Zur Zeit laufende aber noch unveröffentlichte Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß dies nicht gerechtfertigt ist.

Untersucht wurden *A. tephrosioides* Boiss. und *A. sieversianus* Pallas, welche letztere Art von GONT-SCHAROV in die monotypische Sect. *Lithoon* gestellt wurde. Bei *A. tephrosioides* nimmt das großzellige Parenchym etwas mehr als die Hälfte der Fruchtwanddicke ein. Die Faserschicht ist relativ kleinzellig, wodurch sie trotz ihrer geringen Dicke mehr Zelllagen besitzt als andere vergleichbare Früchte. Das Sklerenchym ist sowohl in der Mittelrippe als auch in den Karpellrändern nicht allzu stark ausgebildet. Das Septum der bilokulären Früchte ist ganz mit Parenchym angefüllt.



A. sieversianus



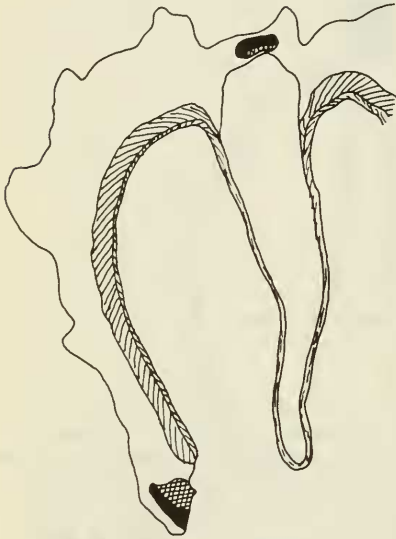
A. tephrosioides

Die pelzigen, kugeligen Früchte von *A. sieversianus* sind enorm dickwandig. Der Durchmesser der Frucht beträgt etwa 1,5 cm und die Dicke der Fruchtwand 0,5 cm. Die Faserschicht nimmt dabei nur einen unbedeutenden Teil der Wandstärke ein, während das Parenchym geradezu übermächtig entwickelt ist und selbst noch eine Schichtung aufweist. Ein relativ schmaler Saum am Außenrand der Fruchtwand besteht aus leicht kollabierenden Zellen, während das darunter liegende Gewebe, das bis zur Faserschicht reicht, verholzt ist. Die Zellen dieser leicht verholzten Parenchymschicht weisen eine radiale Streckung auf. Das Sklerenchym in der Mittelrippe und in den Karpellrändern besteht jeweils aus zwei parallel verlaufenden Platten. Das Septum der bilokulären Früchte ist ganz mit Parenchym ausgefüllt.

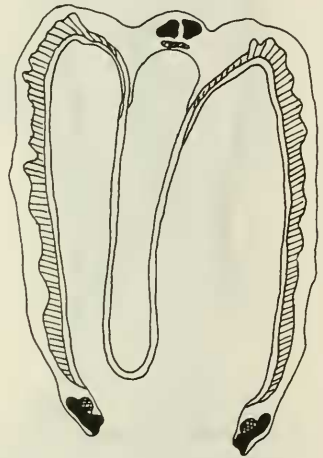
Sect. *Chronopus*

Diese die Wüsten- und Halbwüstengebiete Nordafrikas und Vorder- bis Mittelasien bewohnende Sektion ist durch dickwandige, zum Teil verholzende und mehrere Vegetationsperioden überdauernde Hülsen ausgezeichnet. Untersucht wurden die Früchte von *A. dactylocarpus* Boiss. und *A. spinescens* Bge. Die Derbheit, die die Früchte dieser beiden Arten auszeichnet, ist

nicht nur durch die Faserschicht, sondern entscheidend auch durch das Parenchym bedingt. Die Fruchtwand von *A. spinescens* besitzt sogar eine relativ dünne Faserschicht;



A. spinescens



A. dactylocarpus

dementsprechend ist das Parenchym stärker entwickelt, das aber an den Karpellrändern an Dicke abnimmt. Es ist in zwei nicht klar gegeneinander abgrenzbare Schichten unterteilt. Die äußere Schicht besteht aus dünnwandigen, leicht kollabierenden Zellen, die innere aus Zellen die in radialer bis tangentialer Richtung gestreckt sind und verholzt sein können (ähnlich wie bei *A. sieversianus*).

Bei *A. dactylocarpus* ist die Fruchtwand ähnlich gebaut, jedoch ist die Faserschicht relativ dicker; sie nimmt ca. die Hälfte der Fruchtwanddicke ein und ist gegen das Parenchym nicht wie bei den meisten anderen Arten scharf abgesetzt, sondern bildet einen mehr oder weniger zerklüfteten Übergang. Die Früchte beider

Arten sind bilokulär.

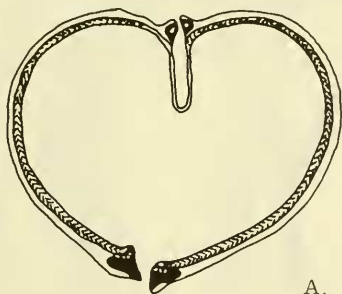
Sect. *E r i o n o t u s*

Habituell der Sect. *M y o b r o m a* ähnlich, ist sie von dieser durch vom Blattstiel freie Stipeln und behaarte Fahne unterschieden. Die Früchte der sieben untersuchten Arten lassen sich schematisch in drei Gruppen einteilen:

1. Früchte sehr dünnwandig, mit wenig Parenchym

Hierher gehören *A. a n d a r a b i c u s* Podlech und *A. o r b i c u l a t u s* Ledeb.

Bezüglich der Fruchtwandanatomie sind beide Arten sehr ähnlich. Die Fruchtwand ist sehr dünn, da das Parenchym nur etwa 4-5 Zellagen dick ist und auch die Faserschicht, die die Hälfte der Fruchtwanddicke einnimmt, nur schwach entwickelt ist. Die Epidermis ist mit einer dünnen Kutikula versehen. Die Früchte beider Arten sind semibilokulär.

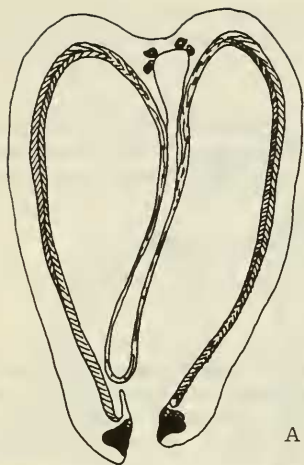


A. andarabicus

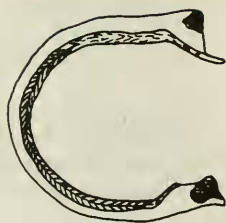
2. Früchte dickwandiger, mit stärkerer Faserschicht

Hierher gehören von den untersuchten Arten *A. b a b a t a g i i* Gontsch., *A. p e l l i t u s* Bge., *A. p u b i f l o r u s* DC. und *A. r u b t z o v i i* Boriss.

Das Parenchym der Fruchtwand von *A. b a b a t a g i i* ist ebenfalls nur etwa 5 Zellagen dick, besitzt aber subepidermal eine kollenchymatische Schicht. Die Faserschicht nimmt ca. 2/3 der Fruchtwanddicke ein. Das Parenchym der übrigen drei Arten ist deutlich dicker, dagegen bleibt die absolute Dicke der Faserschicht

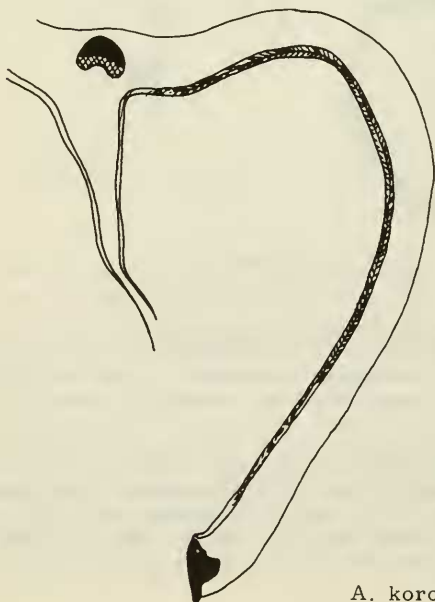


A. rubtzovii



A. babatagii

in etwa gleich. Die Früchte von *A. babatagii* sind unilokulär, die der übrigen Arten bilokulär.



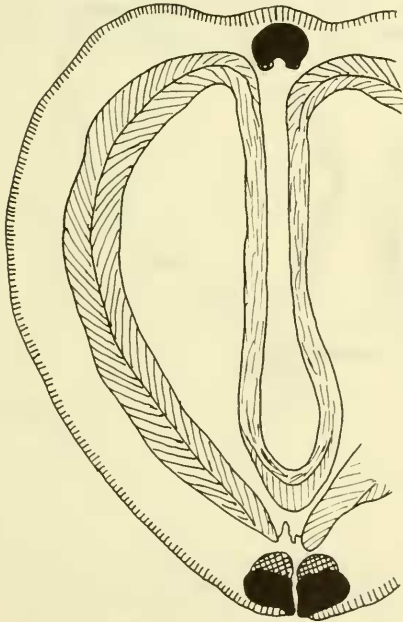
A. korovinii

3. Die dritte Gruppe umfasst nur *A. korovinii* Barneby
(Syn.: *A. grandiflorus* Bge. non L.)

Die Früchte dieser Art sind auf Grund des wesentlich stärker entwickelten Parenchyms dickwandiger als die der bisher besprochenen *Erionotus*-Arten. Die Dicke der Faserschicht entspricht etwa der der Früchte von *A. rubtsovii*.

Sect. *Hololeios*

Diese monotypische Sektion mit der einzigen Art *A. hololeios* Bornm. zeigt so große Ähnlichkeit mit der Sect. *Aegacantha*, daß sie wohl mit dieser vereinigt werden muß. Die Früchte zeigen starke Übereinstimmung mit denen von *A. baghlensis*. Die Faserschicht ist auffallend stark entwickelt und nimmt etwa die Hälfte der Fruchtwanddicke ein. Das

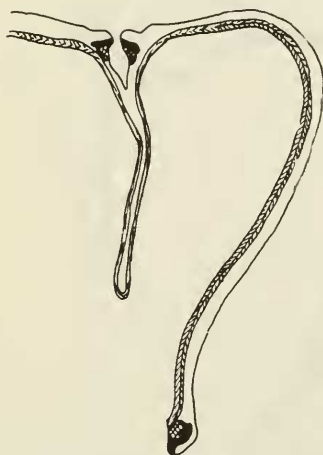


A. hololeios

Parenchym, das auch das Septum ganz ausfüllt, besitzt unter der mit einer Kutikula versehenen Epidermis noch eine kollenchymatische Schicht. Die Fruchtwand ist insgesamt äußerst dick und getrocknet äußerst hart. Wie Lebendbeobachtungen zeigten, ist die Frucht vor der Reife fleischig - eine Eigenschaft, die an einigen Früchten aus den Sektion *Aegacantha* und *Myobroma* ebenfalls beobachtet wurde. Die Früchte sind bilokulär.

Sect. *Mesocarpon*

Zu dieser Sektion, die von GONTSCHAROV (1946) für die einzige Art *A. quisqualis* Bge. aufgestellt wurde, gehört mit Sicherheit auch *A. nigrinus* Sirj. & Rech. f., die von den Autoren (in RECHINGER 1957) mit Vorbehalt zur Sektion *Diplothea* gestellt wurde. Diese Sektion, die vom Autor zur Untergattung *Caprinus* gestellt wurde, weist aber enge Beziehungen zu ursprünglichen Sektionen der Untergattung *Phaca* auf, wie der Autor schon richtig erkannte. Die semibilokulären Früchte von *A. nigrinus* sind relativ dünnwandig, wobei das Parenchym etwas stärker entwickelt ist als die Faserschicht.



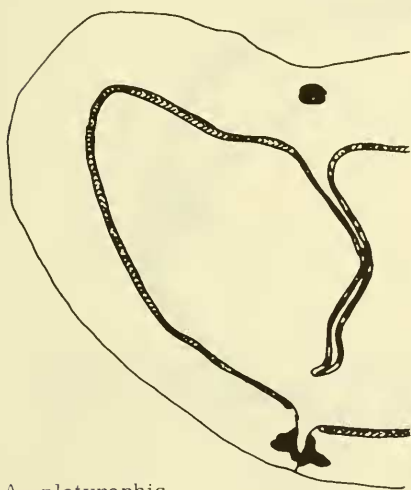
A. nigrinus

Sect. *Myobroma*

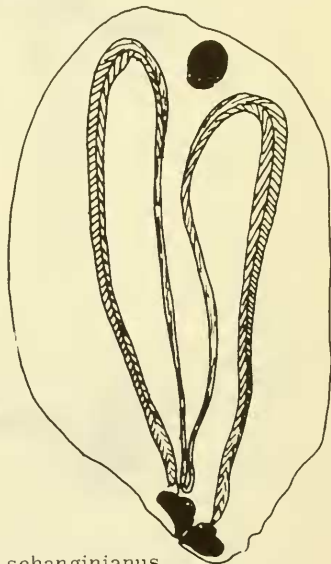
Myobroma ist mit etwa 200 Arten die größte Sektion der Gattung *Astragalus*. In Bezug auf die Ausbildung der Fruchtwand ist sie sehr variabel. Man kann formal folgende Gruppen unterscheiden:

1. Fruchtwand sehr dick, wobei die Faserschicht nur einen Bruchteil der Wandstärke einnimmt.

Zu dieser Gruppe gehören von den untersuchten Arten: *A. farkharensis* Podlech, *A. hellenicus* Boiss., *A. macronyx* Bge., *A. maymanensis* Podlech, *A. platyraphis* Fischer, *A. pyrrotrichus* Boiss.,



A. platyraphis



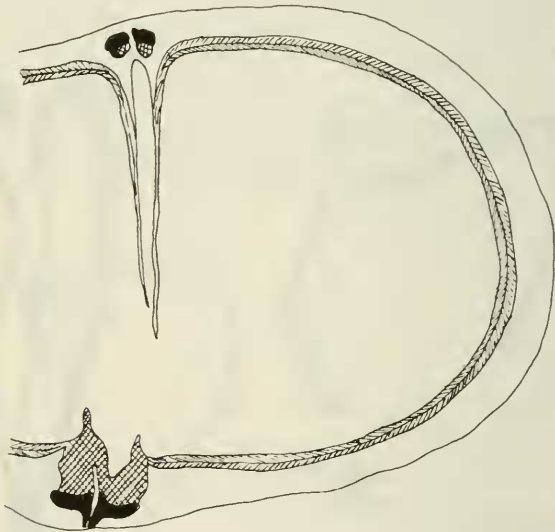
A. schanginianus

A. salangensis Podlech, *A. schanginianus* Pall. und *A. terekliensis* Gontsch.

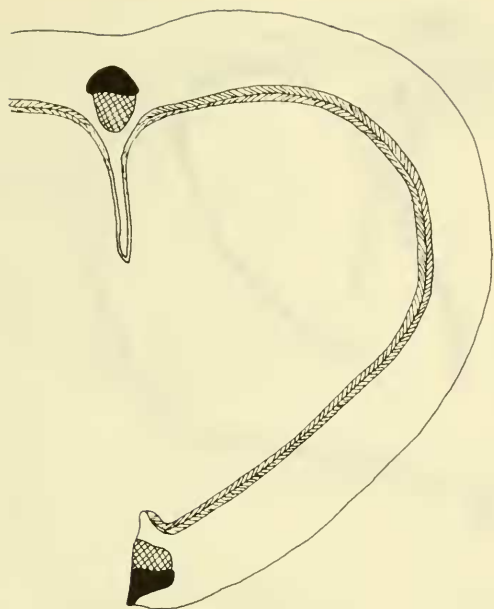
Wie schon bei der Besprechung der Sect. *Hololeioser-*

wähnt wurde, gibt es auch in der Sect. *Myobroma* Arten, deren Früchte vor der Reife fleischig sind. Diesbezügliche Beobachtungen konnten von dem einen Autor (PODLECH) an lebenden Pflanzen von *A. farkharensis* gemacht werden. Vermutlich sind jedoch die Früchte noch weiterer Arten dieser Gruppe vor der Reife fleischig.

Von den genannten Arten bildet *A. farkharensis* den Übergang zur nächsten Gruppe, da das Parenchym der Fruchtwand hier schon deutlich weniger stark entwickelt ist.



A. farkharensis



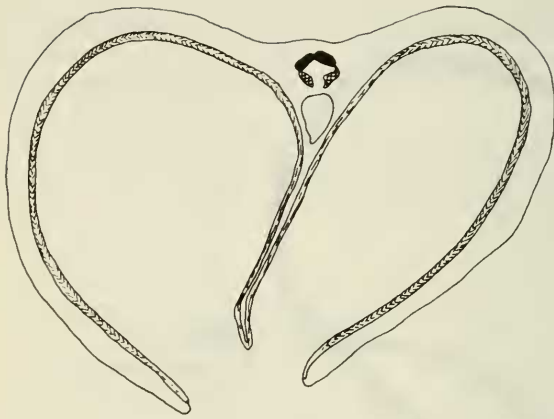
A. terekliensis

2. Fruchtwand deutlich dünner als bei voriger Gruppe, mit weniger Parenchym und dünner Faserschicht.

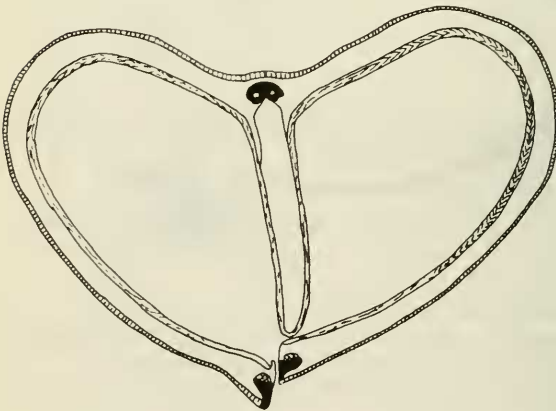
Diese Gruppe besteht aus folgenden untersuchten Arten:

A. aktauensis Gotsch., *A. alexandrinus* Boiss.,
A. andersianus Podlech, *A. erythrosemius*
 Boiss. und *A. merxmülleri* Podlech.

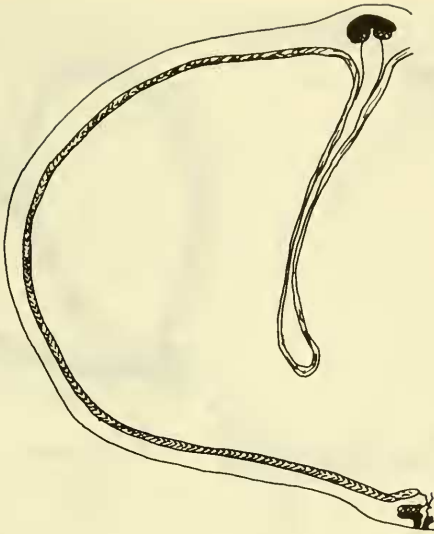
Die einzige untersuchte Frucht von *A. aktauensis* zeigt eine unvollständige ausdifferenzierte Faserschicht und kaum Sklerenchym, was auf einen geringen Reifegrad hinweist. Die Fruchtwand der übrigen Arten ist sehr einheitlich gebaut.



A. alexandrinus



A. andersianus



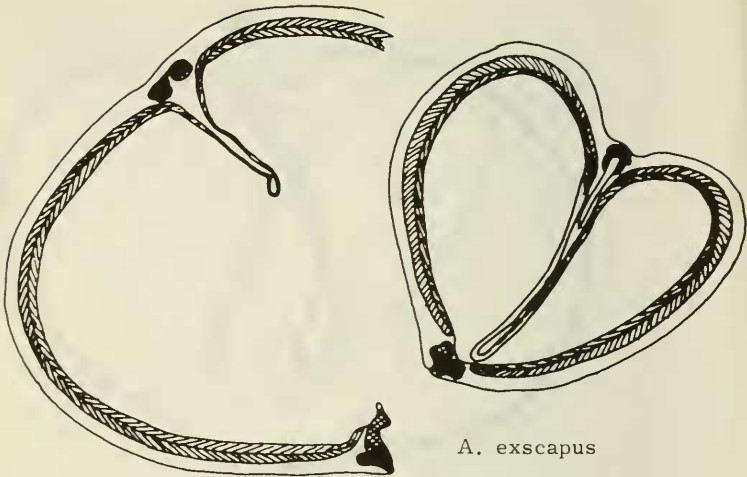
A. merxmuelleri

3. Fruchtwand etwa ebenso dick wie bei Gruppe 2, Faserschicht jedoch im Verhältnis zur Fruchtwandstärke ziemlich dick.

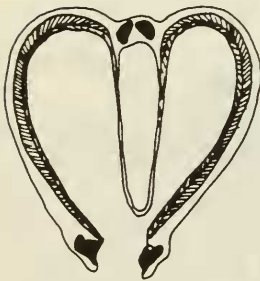
Hierher zählen folgende untersuchte Arten:

A. connectens Podlech, *A. exscapus* L., *A. johannis* Boiss. und *A. lanigerus* Desf.

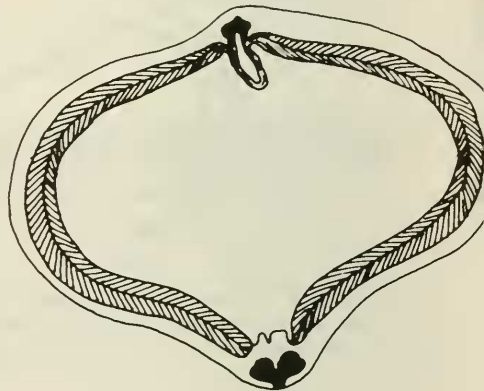
Bei den Früchten dieser Gruppe ist das Parenchym nur wenige Zellagen dick, so daß es im Extremfall wie bei *A. connectens* nur mehr $\frac{1}{4}$ der Fruchtwanddicke ausmacht.



A. lanigerus



A. johannis



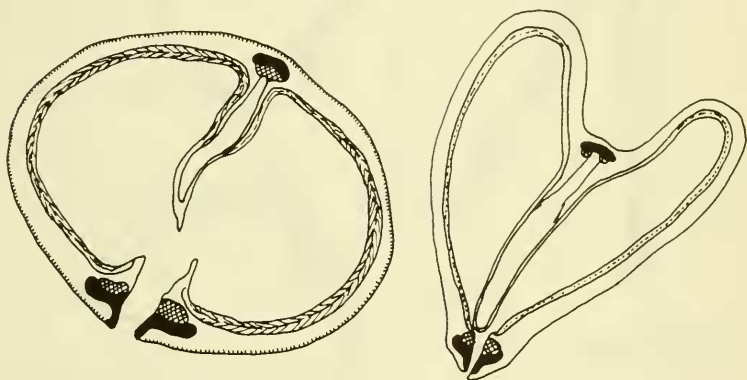
A. connectens

4. Fruchtwand deutlich dünner als bei den vorausgehenden Gruppen; Parenchym und Faserschicht etwa gleich stark.

Diese Gruppe besteht aus folgenden untersuchten Arten:

A. aqrabatensis Podlech, *A. dscheratuensis* Sirj. & Rech. f., *A. edelbergianus* Sirj. & Rech. f., *A. lanceolatus* Bge., *A. neoverticillatus* Kitamura und *A. reboudianus* Coss.

Die Epidermis der Früchte von *A. dscheratuensis* und *A. neoverticillatus* ist mit einer dicken Kutikula versehen.



A. neoverticillatus

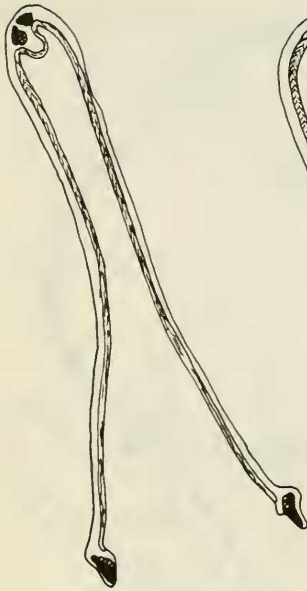
A. aqrabatensis

5. Fruchtwand sehr dünn, Faserschicht und Parenchym nur aus wenigen Zellagen bestehend.

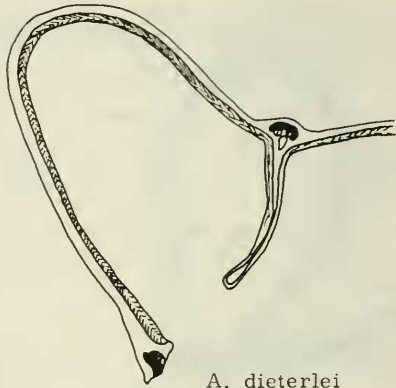
Diese letzte Gruppe umfaßt von den untersuchten Arten:

A. abbreviatus Kar. & Kir., *A. candolleanus* Royle ex Benth., *A. dieterlei* Podlech, *A. penicillatus* Podlech, *A. penicillatus* var. *glaber* Podlech, *A. takharensis* Podlech und *A. utriger* Pall.

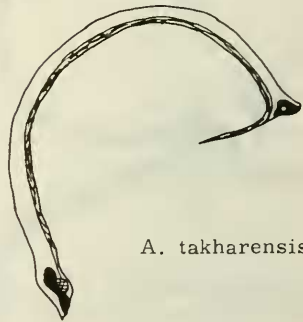
A. utriger fällt durch die enorme Größe seiner Früchte etwas aus dem Rahmen, ist aber wegen seiner Fruchtwandanatomie dieser Gruppe zuzurechnen.



A. penicillatus



A. dieterlei

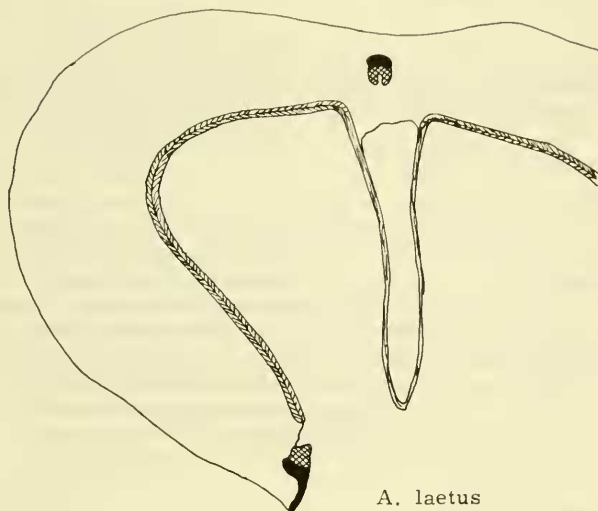


A. takharensis

Sect. *Rhodophaea*

Die Sect. *Rhodophaea* ist monotypisch. Die Früchte des hierhergehörenden *A. laetus* Bge. zeigen in der Anatomie der Fruchtwand große Ähnlichkeit mit denen der Gruppe 1. der Sektion *Myobroma*. Auch hier ist in der dicken Fruchtwand das Parenchym überaus mächtig entwickelt, während die Faserschicht nur als schmaler Belag an der Innenseite der Fruchtwand ausge-

bildet ist. Auch von den Früchten des *A. laetus* ist bekannt, daß sie im Leben fleischig sind.



V. Diskussion der Ergebnisse

Während die wenigen untersuchten Arten aus der Untergattung *Phaca* Bge. s. str. relativ einheitlich + dünnwandige Früchte besitzen und damit der erweiterten Definition von GONTSCHAROV (1946) entsprechen, weisen die Arten der Untergattung *Caprinus* Bge. bezüglich der Fruchtwanddicke und -Anatomie eine sehr viel größere Mannigfaltigkeit auf. Alle größeren Sektionen, aus denen mehrere Arten untersucht wurden, sind in dieser Hinsicht recht heterogen, so die Sektionen *Aegacantha*, *Christiana*, *Erionotus* und besonders *Myobroma*. Von diesen wurde *Aegacantha* bereits einer sorgfältigen Revision unterzogen (DEML, 1972), während *Christiana* (von CH. KIRCHHOFF) und *Myobroma* (von D. PODLECH) zur Zeit bearbeitet werden. In all diesen Fällen zeigt es sich,

daß hier gut umschriebene, natürliche Sektionen vorliegen, so daß den differenten Fruchtmerkmalen nur Artspezifität zugeschrieben werden kann. Die von GONTSCHAROV vornehmlich auf Grund der verschiedenartigen Früchte unterschiedenen Sektionen *Phacodes* Bge., *Christianopsis* Gontsch., *Cartilaginella* Gontsch., *Lithoon* (Nevski) Gontsch., *Macrocarpon* Gontsch. und *Mesocarpum* Gontsch. sind daher mit Ausnahme der letztgenannten Sektion wieder mit den von GONTSCHAROV nicht behandelten Arten um *A. christianus* L. zu einer einzigen Sektion *Christiana* zu vereinigen.

In der Sektion *Myobroma* finden wir von extrem dünnwandigen Früchten, die denen der Sektion *Cenanthrum* entsprechen und die ohne weiteres das Attribut "membranaceus" verdienen, alle Übergänge bis zu extrem dickwandigen und zum Teil fleischigen Früchten, die als "rigide coriaceus" bezeichnet werden müssen. Hier bleibt GONTSCHAROV seinem Einteilungsprinzip und seiner Untergattungsdiagnose nicht treu, wenn er alle diese Arten mit verschieden gebauten Früchten in einer Sektion beläßt. Auch die von GONTSCHAROV verlangte Koppelung der Merkmale "dünnwandige Frucht" und "+ freie Nebenblätter" (Untergattung *Phaca*) oder "dickwandige Frucht" und "+ mit dem Blattstiel verwachsene Nebenblätter" (Untergattung *Caprinus*) ist in vielen Fällen durchbrochen.

So besitzen die Arten der mit *Myobroma* und *Christiana* unzweifelhaft nahe verwandten Sektion *Erionotus* zwar meist relativ derbwandige Früchte, sind aber daneben gerade durch freie Nebenblätter ausgezeichnet. Dasselbe gilt für die derbfrüchtigen Sektionen *Christiana* und *Chronopus*.

Auch *A. laetus* Bge., der zunächst als Vertreter der Sect. *Myobroma* beschrieben wurde und erst später von BOISSIER (1872) in die monotypische Sect. *Rhodophaea* gestellt wurde, besitzt sehr dicke und im Leben fast fleischige Fruchtwände, gepaart mit großen häutigen, fast freien Nebenblättern. Ähnliches gilt für *A. acaulis* Baker, der bis in jüngste Zeit der Sect. *Myobroma* zugerechnet wird.

Die genannten Beispiele zeigen, daß die von BUNGE (1880) vorgenommene Zweiteilung der ursprünglichen Untergattung *Phaca* Bge. in *Phaca* s.str. und *Caprinus*, der etliche Autoren (so GONTSCHAROV 1946, ALI 1961) gefolgt sind, nicht natürlich

ist. Dies scheint auch schon SIRJAEV erkannt zu haben, da in den *Sirjaevii fragmenta agrostologica* (RECHINGER, DULFER & PATZAK) alle diesbezüglichen Sektionen als zu *Phaca* gehörig angesehen werden und die Untergattung *Caprinus* überhaupt nicht erwähnt wird.

Es wird am zweckmäßigsten sein, vorläufig wenigstens alle *Astragalus* - Arten mit basifixen Haaren und nicht vergrößerten Fruchtkelchen, also die bisherigen Untergattungen *Caprinus*, *Hypoglottis*, *Phaca*, *Pogonophace* und *Trimeniaeus* zu einer einzigen Untergattung zusammenzufassen, die dann nach den Nomenklaturregeln Untergattung *Astragalus* zu heißen hat. Es darf hier schon erwähnt werden, daß auch an der Natürlichkeit der Untergattungen mit aufgetriebenen Fruchtkelchen, also *Calycophysa* (mit basifixen Haaren) und *Calycocyttis* (mit medifixen Haaren) gezweifelt werden darf. Nach unserer Meinung ist das Merkmal des aufgetriebenen Fruchtkelches polyphyletisch entstanden. Ausgedehnte Merkmalsanalysen an den hierhergehörigen Arten sind jedoch notwendig, um diese Meinung zu verifizieren und die Entwicklungslinien aufzuzeigen.

L i t e r a t u r

- ALL, S. I. (1958) - Notes on the genus *Astragalus* Linn. from W. Pakistan and N.W. Himalayas. *Kew Bull.* 13: 303-318
- (1961) - Revision of the genus *Astragalus* L. from W. Pakistan and N.W. Himalayas. *Biologia (Lahore)* : 7-92
- BAKER, J. G. (1876-1878) - Leguminosae. In HOOKER: *Flora of British India* 2: 56-306
- BARNEBY, R. C. (1964) - *Atlas of North American Astragalus*. *Mem. New York Bot. Gard.* 13: 1-1188
- BAUM, H. (1948) - Vergleichend morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die *Astragalus*-Frucht. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 56: 246-261
- BOISSIER, E. (1872) - *Flora Orientalis* Vol 2. Genevae, Basileae & Lugduni
- BORISSOVA, A. (1961) - Notulae de tribu Galegeae BRONN (Familia Leguminosae). *Notulae Syst. (Leningrad)* 21: 243-258

- BUNGE, A. (1868) - Generis Astragali species gerontogaeae. Pars prior, claves diagnosticae. Mém. Acad. Impér. Sci. St. Pétersb. ser. 7, 11 (16): 1-140
- (1869) - dto. Pars altera, specierum enumeratio. l.c. 15 (1): 1-245
 - (1880) - Astragaleae. In FEDTSCHENKO: Reise in Turkestan III. Izv. Imp. Obsc. Ljubit. Estestv. Moskovsk. Univ. 26 (2):
- DEML, I. (1972) - Revision der Sektionen Acanthophaece Bunge und Aegacantha Bunge der Gattung Astragalus L. Boissiera 21: 1-235
- Flora of Turkey Bd. 3 (1970) - Herausgegeben von P. DAVIS.
- Flora of URSS Bd. 12 (1946) - Herausgegeben von V. L. KOMAROV, Moskau, Leningrad
- Flora of the U.S.S.R. Bd. 12 (1965) - Englische Übersetzung, Jerusalem
- GONTSCHAROV, N. F. (1946) - Astragalus p.p. in V. L. KOMAROV; Flora URSS Bd. 12, Moskau, Leningrad
- PODLECH, D. & I. DEML (1967) - Eine interessante neue Astragalus-Art aus Afghanistan. (Beiträge zur Flora von Afghanistan I). Mitt. Bot. München 6: 541-546
- RECHINGER, K. H. (1957) - Leguminosae. In KÖIE & RECHINGER: Symbolae Afghanicae. Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. 9, no. 3
- RECHINGER, K. H., H. DULFER & A. PATZAK (1958-1961) - Sirjaevii fragmenta astragalologica I-XVII. Anzeig. math. - naturw. Kl. Österr. Akad. Wiss. 1958-1961